

2. Samenreifung und Samenbildung von *Locusta viridissima*.

I. Die Samenreifung.

Von Heinrich Otte.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

(Mit 14 Figuren.)

eingeg. 14. Juni 1906.

Die vorliegende Mitteilung soll die hauptsächlichsten Resultate, die ich beim Studium der Chromatinreduction an *Locusta* gewonnen habe, kurz darlegen. In nächster Zeit werde ich einen 2. Teil folgen lassen, der die auf die Ausbildung der Samenfäden bezüglichen Resultate bringen wird. Später gedenke ich die Samenreifung und Samenbildung bei *Locusta* zusammen in einer ausführlichen Arbeit unter Berücksichtigung der Literatur eingehend zu schildern.

Wie bei den meisten Insekten, liegen bei *Locusta* in den Hodenschläuchen die Zellen in Gruppen angeordnet, die von den Cystenwänden umschlossen werden. Nach der Anzahl der Spermatogonien in einer Cyste vermag man ungefähr darauf zu schließen, ob die Spermatogonien einer früheren oder späteren Generation angehören. Die früheren Spermatogonien sind größer und reicher an Plasma als die späteren.

Zwischen den Spermatogonienteilungen begegnet man einem höchst eigentümlichen Verhalten der Chromosomen. Die Chromosomen zerfallen zwischen den Spermatogonienteilungen nicht derartig, daß sie mit ihrer Substanz gleichmäßig über den ganzen Kern verteilt erscheinen, wie es bei andern Tieren allgemein beschrieben worden ist. Es vollzieht sich vielmehr die Auflösung der Chromosomen in ihre Chromatinpartikelchen so, daß die einzelnen Chromosomen voneinander getrennt bleiben.

Nach der Telophase einer Spermatogonienteilung verteilen sich die Chromosomen über den Kern und beginnen zu zerfallen. Sie treten aber nicht untereinander in Berührung, sondern jedes Chromosom ist von einer hellen Zone umgeben, gegen die sich das Protoplasma allmählich abgrenzt. Die Chromosomen zerfallen weiter und jedes bildet ein lockeres Häufchen feiner Chromatinkörnchen. Jedes Chromosoma liegt in einer eignen Vacuole, die gewöhnlich vom Cytoplasma rings umgrenzt wird. Es ist also keine gemeinsame Kernmembran vorhanden, sondern das Cytoplasma liegt zwischen den einzelnen Chromosomen. Jedes einzelne Chromosom bildet gleichsam einen Kern für sich.

Eines der Chromosomen zeichnet sich auf den Stadien zwischen den Teilungen namentlich durch größere Dichtigkeit und stärkeres Färbungsvermögen aus. Es ist dies das accessorische Chromosom.

Das erwähnte eigentümliche Verhalten der Chromosomen ist für die Frage der Individualität der Chromosomen von Interesse. Ich will hier nur hervorheben, daß man für das accessorische Chromosom die Erhaltung seiner Individualität in den Spermatogonien und Spermatozyten jetzt allgemein annimmt, und daß ich nun festgestellt habe, daß die gewöhnlichen Chromosomen in den Spermatogonien von *Locusta* sich im Prinzip ebenso verhalten, wie das accessorische Chromosom.

Bei Betrachtung der Äquatorialplatte einer Spermatogonienteilung erkennt man 32 gewöhnliche und ein accessorisches Chromosom. Die gewöhnlichen Chromosomen unterscheiden sich beträchtlich an Größe. In jeder Äquatorialplatte sind 14 große Chromosomen, die peripher liegen, 2 mittlere und 16 kleine vorhanden. Unter den 14 großen Chromosomen kann man in jeder Äquatorialplatte zwei besonders große Chromosomen und zwei, die ihnen an Größe am nächsten stehen, erkennen. Ich kann sagen, daß, soweit der Größenunterschied so stark ist, daß man daran die Chromosomen mit Bestimmtheit wiederzuerkennen vermag, man sie zu Paaren anordnen kann. Überhaupt liegen die Chromatinverhältnisse bei der Spermatogenese von *Locusta viridissima* ganz ungemein klar, so daß die hier geschilderten und weiterhin noch zu besprechenden Vorgänge hier mit weit geringerer Schwierigkeit als bei manchen andern Objekten zu erkennen sind.

Nach der letzten Spermatogonienteilung verteilt sich das Chromatin in Brocken über den Kern. Hieran kann man die jungen Spermatozyten erkennen. Die Chromatinbrocken bilden sich zu feinen Fäden um, und es entsteht ein feines Fadenwerk. Ich bin in dieser Hinsicht zu dem Resultat gekommen, daß man es nicht mit einem zusammenhängenden Netz, sondern mit einer Reihe einzelner Fäden zu tun hat. Die Fäden werden stärker, und man erkennt jetzt, daß soweit man sie zu verfolgen vermag, immer zwei und zwei einander parallel verlaufen. Die parallelen Fäden nähern sich und legen sich zu Doppelfäden zusammen. Bald ist der ganze Kern von dicken Doppelfäden erfüllt, die aber jetzt ihre Doppelung kaum erkennen lassen.

Ich habe also bei *Locusta* eine parallele Conjugation zweier Chromatinfäden festgestellt. Wichtig für den Nachweis dieses Vorganges ist es, die Stadien in der richtigen Reihenfolge anzuordnen. Eine sichere Handhabe bot mir hier die Lage der Zellen in den Hodenfollikeln. Durch genauen Vergleich einer großen Anzahl von Cysten gelingt es, festzustellen, daß die Stadien mit parallelen Fäden mehr nach dem blinden Ende des Hodenschlauches liegen, als die Stadien mit Doppelfäden. Genaueres hierüber werde ich in der ausführlichen Arbeit mitteilen.

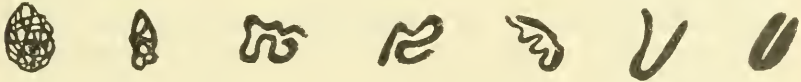
Die Doppelfäden vermag man nun deutlich in ihrer ganzen Länge zu verfolgen, und man erkennt jetzt mit Sicherheit, daß man es mit

einer Anzahl selbständiger Doppelfäden zu tun hat. Die größeren Doppelfäden biegen sich um und bilden Schleifen und Winkel. Sie verkürzen und verdicken sich. Ihre freien Enden neigen sich jetzt oft gegeneinander und können miteinander verkleben, so daß mehr oder weniger geschlossene Ringe entstehen. In den Schenkeln der Ringe verläuft der Spalt, der durch Zusammenlegung der Chromatinfäden im Synapsisstadium entstanden war (Fig. 8). Die Doppelringe verkürzen und verdicken sich, so daß der Spalt vor dem Eintritt in die 1. Reifungsteilung nicht mehr sichtbar ist.

Die kleinen Chromosomen haben anfangs dieselbe Dicke wie die andern Chromosomen, aber sie sind sehr kurz. Sie können sich daher nicht zu Ringen umbiegen, sondern sind kurze Doppelfäden. Tritt nun in der Mitte eines Doppelfadens eine Einschnürung auf, so entstehen Tetraden (Fig. 8). Die querverlaufende Einschnürung deutet also eine Querteilung an, und der längsverlaufende Spalt ist durch die Zusammenlegung im Synapsisstadium entstanden. Diesen Tetraden kommt nun aber nicht die Bedeutung zu, die ihnen bisher gewöhnlich beigelegt wurde. Es sind in ihnen nicht die 4 Teilstücke für die 4 Spermatiden ausgeprägt.

Während die übrigen Chromosomen sich zu Chromatinbrocken und Fäden auflösen, die durcheinander über den Kernraum verlaufen, bleibt

Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5. Fig. 6. Fig. 7.



das accessorische Chromosom als ein zusammenhängendes Gebilde leicht erkennbar. Es hat die mehr oder weniger regelmäßige Form einer Platte, die der von den andern Chromosomen gebildeten Kugelform anfangs aufliegt. Wenn das accessorische Chromosom auf seiner ganzen Fläche getroffen ist, erscheint es sehr groß. Aber aus der körperlichen Vorstellung erkennt man, daß die Größe des accessorischen Chromosoms im Verhältnis zu den andern keine abnorme ist.

Ich komme jetzt zu einem recht interessanten Verhalten des accessorischen Chromosoms, zu deren Illustration ich eine Anzahl Präparate auf der diesjährigen Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Marburg demonstrierte. Das accessorische Chromosom ist nämlich kein starrer Körper, sondern auf gut differenzierten Präparaten erkennt man, daß in den ganz jungen Spermatocyten das accessorische Chromosom aus einem feinen Fadenknäuel besteht (Fig. 1). Der Faden verkürzt und verdickt sich, so daß das feine Fadenknäuel allmählich in ein dickeres übergeht (Fig. 2). In den Figuren 3, 4 und

5 vermag man das accessorische Chromosom schon in seiner ganzen Länge zu verfolgen. Es ist jetzt ein gewundener dicker Faden, der darauf gewöhnlich Schleifenform annimmt (Fig. 6). Später legen sich die beiden Schenkel der Schleife dicht aneinander (Fig. 7). Das accessorische Chromosom ist jetzt ein Stab, in dessen Mitte ein Spalt längs verläuft. Dieser Spalt ist also kein Längsspalt, sondern der Zwischenraum, der durch die Zusammenlegung der beiden Schenkel entstanden ist.

Diese Form (Fig. 7) hat das accessorische Chromosom schon angenommen, wenn die andern Chromosomen noch als lange Doppelschleifen erscheinen. In seltenen Fällen verkürzt sich das accessorische Chromosom noch mehr und erscheint hufeisenförmig.

Zu einem dicken Faden hat sich das accessorische Chromosom schon herausgebildet (Fig. 3—6), wenn die andern Chromosomen noch feine Doppelfäden eben nach dem Synapsisstadium sind. Es ist daher natürlich, daß man durch geeignete Färbung und Differenzierung das accessorische Chromosom auf diesen Stadien allein gefärbt erhalten kann, während die feinen Fäden der gewöhnlichen Chromosomen die Farbe leicht abgeben. Beim Eintritt in die Teilung läßt sich das accessorische Chromosom durch seine Färbung nicht von den andern unterscheiden. Das accessorische Chromosom färbt sich überhaupt mit typischen Chromatinfarben, wie Alaunkarmin, während es sich mit Plasmafarben, wie Bleu de Lyon, ebensowenig färbt, wie die gewöhnlichen Chromosomen.

Vor dem Eintritt in die 1. Reifungsteilung haben sich manche Chromosomen schon durchgeteilt, und zwar die Ringe und Schleifen in 2 Halbringe bzw. in die 2 Schenkel der Schleifen. In der früheren Anaphase der Figur 9 sieht man namentlich, wie ein Ring in zwei Halbringe geteilt worden ist. Da nun die Ringe durch Umbiegung eines Doppelfadens entstanden waren, so ist die 1. Reifungsteilung eine Querteilung des ursprünglichen Doppelfadens. Der Doppelfaden war durch parallele Conjugation zweier Einzelfäden entstanden. Diese beiden zu einem zweiwertigen Chromatinelement verbundenen Chromatinfäden werden durch die Querteilung nicht auseinander gebracht, sondern quer halbiert.

Das accessorische Chromosom wird in der 1. Reifungsteilung von einer von einem Pol ausgehenden Mantelfaser erfaßt und so ungeteilt nach einem Pol gezogen (Fig. 9ac). In der Hälfte der Spermatocten II. Ordnung liegt es als tief gefärbter Körper und zeigt den Spalt oft recht deutlich (Fig. 10).

In einer günstig gelegenen Äquatorialplatte der 1. Reifungsteilung erkennt man 16 Chromosomen, entsprechend den 32 oder 16 Paaren der Spermatocten. Es sind 7 peripher gelegene große Chromosomen

vorhanden, entsprechend den 7 peripher gelegenen Paaren der Spermatogonien. Eins liegt in der Mitte, entsprechend dem mittleren Paar der Spermatogonien. Eins von den 7 großen in der Peripherie gelegenen Chromosomen vermögen wir durch seine besondere Größe zu unterscheiden, entsprechend dem einen besonders großen Paar der Spermatogonien. Ein andres Chromosom kommt diesem an Größe nicht gleich, übertrifft aber doch noch die andern so, daß es in jeder günstig gelegenen Äquatorialplatte wieder erkannt werden kann; auch dieses entspricht dem zweitgrößten Paar der Spermatogonien. Ferner sind hier acht kleine Chromosomen, entsprechend den 16 kleinen der Spermatogonien vorhanden.

Soweit es möglich ist, bestimmte Chromosomen in den Äquatorialplatten der 1. Reifungsteilung wieder zu erkennen, vermag man für jedes Chromosom zwei entsprechende oder ein Paar in den Spermatogonien zu finden. Diese Verhältnisse sind nur dadurch zu erklären, daß jedes Chromosom aus zwei homologen oder einem Paar Chromosomen der Spermatogonien besteht. In der Synapsis habe ich zudem gezeigt, daß jedes Chromatinelement durch parallele Aneinanderlegung zweier gleicher Fäden gebildet wird. Es werden also die zwei sich zusammenlegenden Fäden von einem Paar Chromosomen der Spermatogonien entstanden sein.

In der Anaphase der 1. Reifungsteilung erkennt man an vielen Tochterchromosomen wieder eine Einschnürung, die manchmal in der späten Anaphase bis zur Durchteilung gehen kann. Die großen Tochterchromosomen sind doppelte Halbringe, die aus zwei längs aneinander gelegten Fäden bestehen. Betrachtet man nun das linke Tochterchromosom oder die Halbringe in Figur 9, so sieht man, daß die Einschnürung nicht durch den Zwischenraum zwischen diesen Fäden bedingt sein kann. Es ist vielmehr eine quere Einschnürung. Hierfür, wie für die andern hier gemachten Angaben, werde ich den Beweis in der ausführlichen Arbeit zu führen haben, indem ich alle beweisenden Bilder mitteile. Es liegt in der Natur der Sache, daß letzteres hier nur in einer beschränkten Auswahl geschehen konnte.

Die Tochterchromosomen der 1. Reifungsteilung können bisweilen direkt in die 2. Reifungsteilung eintreten. Sie werden dann entsprechend ihrer queren Einschnürung durchgeteilt. Gewöhnlich machen sie aber in den Spermatocyten II. Ordnung mehr oder weniger starke Umwandlungen durch. Sie strecken sich und nehmen eine rauhe Oberfläche an. Es entstehen so wieder Schleifen, die sich zu Ringen umbilden können (Fig. 11). Sie lassen ihre Doppelung, die Zusammensetzung aus 2 Fäden, oft deutlich erkennen. Auch typische Tetraden werden ausgebildet (Fig. 11). Vor dem Eintritt in die 2. Reifungs-

teilung verdichten sich die Ringfiguren (Fig. 12). In der 2. Reifungsteilung werden die Ringe wieder quer in zwei Halbringe geteilt, wie das linke Chromosom in Figur 13 zeigt. Auch die Tetraden werden ebenso wie in der 1. Reifungsteilung quer geteilt (Fig. 14). In der Anaphase der 2. Reifungsteilung sieht man die Doppelung der Chromosomen noch recht deutlich. Hiervon kann man sich ein Bild machen, wenn man sich die Tetraden in Figur 14 durchgeteilt und ihre Teilstücke etwas auseinander gerückt denkt. In dieser Beziehung muß ich wegen der genaueren Beweisführung ebenfalls auf die definitive Arbeit verweisen.

Fig. 8.



Fig. 9.



Fig. 10.

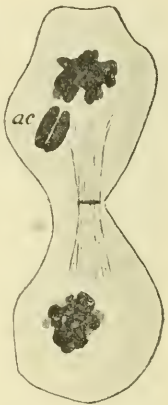


Fig. 11.



Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14.



Das accessorische Chromosom stellt sich in der 2. Reifungsteilung mit seiner Längsachse quer zur Spindel ein, so daß sein Spaltraum in die Teilungsebene fällt (Fig. 13ac). Es wird in der 2. Reifungsteilung in der Richtung dieses Spaltes durchgeteilt. Wie ich gezeigt habe, wird der Spalt dadurch gebildet, daß das fadenförmige accessorische Chromosom sich in der Mitte umbiegt, und die Schenkel sich aneinander legen. Das accessorische Chromosom wird also in der 2. Reifungsteilung quer geteilt, der ursprüngliche Faden wird in der Mitte seiner Länge,

also in dem Punkte, in dem er sich umgebogen hatte, durchgeteilt. Beim Auseinanderrücken der Tochterchromosomen rücken die Teilstücke des accessorischen Chromosoms hinter den andern Chromosomen her, wie es auch bei den Spermatogonienteilungen der Fall ist.

Dadurch, daß das accessorische Chromosom nur in einer Reifungsteilung geteilt wird, besitzt nur die Hälfte der Spermatiden ein accessorisches Chromosom.

Ich fasse zum Schluß nochmals die über den Reductionsvorgang gewonnenen Resultate zusammen. Alle Chromosomen wandeln sich in den jungen Spermatocyten zu Fäden um. Je zwei gleiche Fäden der gewöhnlichen Chromosomen legen sich der Länge nach zu Doppelfäden aneinander. Diese zweiwertigen Doppelfäden werden zweimal quer geteilt. Das accessorische Chromosom ist nur in der Einzahl vorhanden. Der einwertige, einfache Faden des accessorischen Chromosoms wird nur einmal, in der 2. Reifungsteilung, quer geteilt.

Es findet also durch die 2 Querteilungen bei *Locusta* keine eigentliche Reduction (im Sinne Weismanns und der übrigen Forscher) statt, da keine ganzen Chromosomen voneinander getrennt werden. Die beiden zu einem zweiwertigen Chromatinelement conjugierten Chromosomen werden nur zweimal quer halbiert. Sie werden nicht voneinander getrennt, sondern bleiben dauernd zusammen. Auch auf diesen wichtigen Punkt werde ich später an der Hand meiner eignen Beobachtungen und der Literatur genauer einzugehen haben.

Marburg, 14. Juni 1906.

3. Beobachtungen an *Volvox aureus* Ehrbg. (= minor Stein).

Von Prof. W. Stempel (Münster i./W.).

ingeg. 16. Juni 1906.

Während meines Aufenthaltes in Greifswald habe ich mich längere Zeit damit beschäftigt, an dem dort sehr häufig vorkommenden *Volvox aureus* Genaueres über die Kernreductions- und Copulationsvorgänge bei den Volvocineen festzustellen, in der Hoffnung, so die Lücke auszufüllen, welche die neuere, sonst so ergebnisreiche Protozoenforschung merkwürdigerweise gerade auf diesem schon lange durchforschten Gebiet gelassen hat. Leider zwingt mich meine Übersiedelung nach Münster i. W., die Untersuchung des lebenden Materials vorzeitig abzubrechen, da in der Umgebung meines jetzigen Wohnortes *Volvox* nicht in genügender Menge vorkommt. Immerhin habe ich am lebenden Objekt bereits einige kleine, in der Literatur zum Teil noch nicht verzeichnete Beobachtungen gemacht, welche mir trotz ihrer Lückenhaftigkeit genügend allgemeines Interesse zu besitzen scheinen, um hier kurz erwähnt zu werden.